

УДК 576.893

© 1995

ГОСТАЛЬНОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
ПИРОПЛАЗМИД¹

М. В. Крылов

Среди Graniata самая богатая фауна пироплазмид у Mammalia — 142 вида. В пределах класса Mammalia наибольшее число видов описано у Artiodactyla — 42, Rodentia — 37 и Carnivora — 35.

Среди беспозвоночных хозяев наибольшее количество видов пироплазмид обнаружено у клещей родов *Rhipicephalus* — 21, *Hyalomma* — 13, *Haemaphysalis* — 13 и *Dermacentor* — 13, наименьшее у *Amblyomma* — 6 и *Ixodes* — 5.

Анализ географического распространения пироплазмид показал, что самая богатая фауна в Голарктике — 111 видов и в Эфиопской области — 58 видов, наименьшее количество видов обнаружено в Индо-Малайской — 21, Неотропической — 9 и Австралийской областях — 8. Нет описаний пироплазмид из Антарктической области. Приведены данные об особенностях распространения пироплазмид на территории бывшего СССР.

Пироплазмиды — протисты со сложным, гетероксенным циклом развития, паразитирующие у позвоночных и в клещах надсем. Ixodoidea. Особенности морфофункциональной организации пироплазмид, в первую очередь отсутствие коноида, послужили основанием для выделения их в тип Sporozoa в отдельный подкласс Piroplasmomorphina, с одним отрядом Piroplasmida (Крылов, 1992). В пределах отряда Piroplasmida с уверенностью можно выделить три семейства.²

Отряд Piroplasmida Wenyon, 1926

Семейство Theileriidae Du Toit, 1918; emend. Krylov, 1981. Передача инвазии осуществляется клещами трансфазно, трансовариальная передача отсутствует. В позвоночном хозяине имеются презитроцитарные многоядерные стадии, развивающиеся в клетках лимфатической системы.

Семейство Nicolliidae Krylov, 1978.³ Передача инвазии осуществляется клещами трансфазно, трансовариальная передача отсутствует. Презитроцитарные внутриклеточные многоядерные стадии развития в позвоночном хозяине отсутствуют.

Семейство Babesiidae Poche, 1913; emend. Krylov, 1981. Передача инвазии осуществляется клещами трансовариально, презитроцитарные

¹ Работа выполнена в рамках ГНТП «Биоразнообразие».

² Сем. Dactylosomatidae в связи с обнаружением коноида у *Dactylosoma ranarum* необходимо исключить из отряда Piroplasmida (Boulard e. a., 1982).

³ Название семейства предложено по роду *Nicolli* Nuttall, 1908. Название рода *Nuttallia* França, 1910, Arch. Inst. Bact. Lisboa, 1910, 3 (1), 13 занято *Nuttallia* Dall, 1898, Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 1898, 58 для моллюсков Bivalvia. На этом основании название *Nuttallia* França, 1910 было отвергнуто. Из двух синонимов *Nuttallia* França, 1910 — *Nicolli* Nuttall, 1908, J. R. Inst. publ. Health, 1908, 515 и *Smithia* França, 1910, Arch. Inst. bact. Lisboa, 1910, 3 (1), 14 — может быть использован только *Nicolli* Nuttall, 1908, в связи с тем что название *Smithia* França, 1910 преоккупировано *Smithia* Mabilie, 1880, Ann. Soc. ent. France, 1879, Bull., 173 для насекомых и было заменено на *Dounia* Strand, 1912, Cbl. Bakt. (Orig. 1), 1912, 62, 471 (Крылов, 1981).

внутриклеточные многоядерные стадии развития в позвоночном хозяине отсутствуют.

Для анализа закономерностей расселения пироплазмид по различным группам хозяев и зоогеографическим областям надежно могут быть использованы представители только трех хорошо изученных родов: *Theileria*, *Nicolliia* (= *Nuttallia*) и *Babesia*. Виды, входящие в эти три рода, составляют около 93% мировой фауны пироплазмид.

ГОСТАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Самая богатая фауна пироплазмид в пределах подтипа Craniata у Mammalia — 142 (табл. 1). У представителей других классов описано очень небольшое число видов пироплазмид: Teleostomi — 1, Amphibia — 0, Reptilia — 1, Aves — 10 (табл. 1).

В пределах класса Mammalia пироплазмиды найдены у хозяев, относящихся к 14 отрядам, у 5 отрядов пироплазмиды не обнаружены (табл. 2).⁴

Количественный анализ фауны пироплазмид у различных отрядов млекопитающих показывает, что наибольшее число видов паразитов встречается у парнокопытных (42) и у грызунов (37). Эти два отряда являются доминирующими в классе млекопитающих (Дарлингтон, 1966). На третьем месте по количеству обнаруженных видов пироплазмид стоит отряд плацентарных хищных (35). У других отрядов млекопитающих, имеющих относительно меньший удельный вес в количественном и фаунистическом отношении, найдены единичные виды пироплазмид: у приматов — 7, у насекомоядных — 6, у зайцеобразных — 4, у яйцекладущих млекопитающих — 3, у непарнокопытных — 2, у сумчатых — 2, у хоботных — 1, у даманов — 2 и у неполнозубых — 2 (табл. 2).

Рассмотренный материал иллюстрирует известную в паразитологии закономерность: чем богаче в количественном и качественном отношении группа хозяев, тем богаче у нее фауна паразитов, иными словами, паразитические организмы процветают вместе со своими хозяевами. Раннюю связь в пределах класса млекопитающих пироплазмиды, вероятно, имели с отрядами Artiodactyla, Rodentia и Carnivora. Интересно также отметить, что различные таксономические группы беспозвоночных хозяев имеют, как и теплокровные хозяева,

Таблица 1

Фауна пироплазмид позвоночных хозяев

Table 1. Fauna of Piroplasmida in vertebrate hosts

Класс позвоночных хозяев	Количество видов пироплазмид различных родов			
	<i>Theileria</i>	<i>Babesia</i>	<i>Nicolliia</i>	всего
Teleostomi	1			1
Amphibia				0
Reptilia			1	1
Aves		2	8	10
Mammalia	39 (40)	72 (37)	31 (15)	142 (92)
Всего	40 (40)	74 (37)	40 (15)	154 (92)

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4, 5: без скобок — число пироплазмид, определенных до вида; в скобках — число пироплазмид, определенных до рода.

⁴ У рукокрылых описаны пироплазмиды из рода *Achromaticus*. Этот род, по-видимому, сборный и поэтому не рассматривается.

Таблица 2

Встречаемость пироплазмид у отрядов млекопитающих

Table 2. Occurrence of Piroplasmida in orders of Mammalia

Отряд млекопитающих	Количество видов пироплазмид различных родов			
	<i>Babesia</i>	<i>Nicolli</i>	<i>Theileria</i>	всего
Monotremata	1	0	2	3
Marsupialia	1	1 (2)	0 (1)	2 (3)
Insectivora	2	4	0	6
Dermoptera	0	0	0	0
Chiroptera	0	0	0	0
Primates	6 (2)	0 (1)	1	7 (3)
Edentata	1	0	1	2
Pholidota	0	0	0	0
Lagomorpha	2	1	1	4
Rodentia	18 (10)	15 (11)	4	37 (21)
Cetacea	0	0	0	0
Carnivora	21 (5)	9 (1)	5	35 (6)
Pinnipedia	0	0	0	0
Tubulidentata	0	0	0 (1)	0 (1)
Proboscidea	0 (1)	1	0	1 (1)
Hyracoidea	2	0	0	2
Sirenia	0	0	0	0
Perissodactyla	1 (3)	0	1 (1)	2 (4)
Artiodactyla	17 (16)	0	25 (37)	42 (53)

неодинаковую в количественном и качественном отношении фауну пироплазмид. Больше всего видов пироплазмид обнаружено у клещей родов *Rhipicephalus* — 21, *Hyalomma* — 13, *Haemaphysalis* — 13 и *Dermacentor* — 13, меньше у *Amblyomma* — 6 и *Ixodes* — 5. У клещей рода *Boophilus* не найдено николлий, что хорошо объясняется особенностями жизненных циклов этих членистоногих и одноклеточных (табл. 3).

Средой обитания второго порядка для пироплазмид являются биотопы хозяев. Существование пироплазмид в той или иной местности обусловлено не только климатическими и географическими факторами, но и непременным присутствием специфических хозяев. Таким образом, паразит, как справедливо подметил Догель (1947), характеризует определенные биотопы в значительно большей степени, чем его хозяин, ибо требует для своего существования комплекса животных, без которых его присутствие в биотопе становится невозможным.

Таблица 3

Фауна пироплазмид у надсем. Ixodoidea

Table 3. Fauna of Piroplasmida in ticks of the superfamily Ixodoidea

Род клещей	Количество описанных видов пироплазмид различных родов			
	<i>Babesia</i>	<i>Nicolli</i>	<i>Theileria</i>	всего
<i>Amblyomma</i>	3	2	1	6
<i>Boophilus</i>	3	0	1	4
<i>Dermacentor</i>	6	4	3	13
<i>Haemaphysalis</i>	9	1	3	13
<i>Hyalomma</i>	3	3	7	13
<i>Ixodes</i>	4	0	1	5
<i>Rhipicephalus</i>	11	4	6	21
<i>Argas</i>	0	0	0	0
<i>Ornithodoros</i>	1	1	1	3

Наши знания мировой фауны пироплазмид не дают возможности в настоящее время выявить основные особенности и закономерности распределения этой группы животных по зоогеографическим областям. Однако рассмотрение имеющихся материалов по обнаружению пироплазмид в пределах той или иной территории все же интересно хотя бы для представления о степени изученности этого вопроса.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Голарктическая область. Фауна пироплазмид Голарктической области богата и насчитывает 111 видов; у 77 видов позвоночных животных хозяев обнаружены пироплазмиды, которых удалось определить лишь до рода (табл. 4). Наиболее широко в Голарктике распространены представители рода *Babesia* (43 вида). Количество видов из родов *Theileria* и *Nicollia* примерно одинаково и составляет соответственно 36 и 32 вида.

Эфиопская область. Фауна пироплазмид Эфиопской области по числу видов занимает второе место и насчитывает 58 видов и 63 находки паразитов, определенных до рода. Количественные соотношения между видами родов *Babesia*, *Nicollia* и *Theileria* такие же, как и в Голарктике (табл. 4).

Индо-Малайская область. Фауна этой области по количеству видов занимает третье место. К настоящему времени найден 21 вид пироплазмид. Можно предполагать, что цифра эта при дальнейших исследованиях существенно увеличится.

В Индо-Малайской области так же, как в Голарктической и Эфиопской областях, встречаются представители родов *Babesia* (14 видов), *Nicollia* (4) и *Theileria* (3).

Австралийская область. Фауна пироплазмид Австралийской области значительно беднее фауны трех предыдущих зоогеографических областей. Здесь найдено всего лишь 3 вида рода *Babesia* и 5 видов рода *Theileria*.

Бедность фауны Австралийской области плацентарными млекопитающими в известной мере определяет состав фауны пироплазмид, но не может служить объяснением отсутствия в этой зоогеографической области видов рода *Nicollia*. Известно, что паразиты этого рода встречаются у сумчатых (Marsupialia) Неотропической области (Regendanz, Kikuth, 1928). Кроме того, в Австралийской области обитают клещи (Fielding, 1926; Roberts, 1963, 1965), которые в других зоогеографических областях переносят николлий. К этому еще следует добавить, что Грегори (Gregory, 1964) нашел в Австралии у *Antechinus flavipes* и *A. stuartii* паразитов, которых он отнес к роду *Nicollia*, к сожалению, не определив их до вида. Можно думать, что при дальнейших

Таблица 4

Фауна пироплазмид различных зоогеографических областей
Table 4. Fauna of Piroplasmida in different zoogeographical regions

Зоогеографическая область	Количество описанных видов пироплазмид различных родов			
	<i>Babesia</i>	<i>Nicollia</i>	<i>Theileria</i>	всего
Голарктическая	43 (29)	32 (12)	36 (36)	111 (77)
Индо-Малайская	14 (4)	4	3	21 (4)
Австралийская	3 (1)	(2)	5	8 (3)
Эфиопская	31 (23)	14 (1)	13 (39)	58 (63)
Неотропическая	6	1	2	9
Антарктическая	—	—	—	—

Примечание. Тире — данных нет.

исследованиях представители рода *Nicolli* в этой зоогеографической области будут найдены.

Неотропическая область. В этой области так же, как и в Австралийской, фауна пироплазмид очень бедная. Найдено всего 6 видов из рода *Babesia*, 1 вид из рода *Nicolli* и 2 — из рода *Theileria* (табл. 4). Если в Австралийской области подобное обстоятельство можно в известной степени объяснить бедностью фауны хозяев плацентарными позвоночными, то здесь это, безусловно, связано с плохой изученностью фауны пироплазмид. При дальнейшем изучении фауны можно ждать существенного прироста числа видов пироплазмид в Неотропической области.

Антарктическая область. В мировой литературе нет работ, на основании которых можно было бы судить о фауне пироплазмид в Антарктической области. Очевидно, что для решения вопроса необходимы широкие обследования птиц, китообразных и ластоногих, обитающих в этом регионе.

Анализ работ по эпизоотологии пироплазмидозов позволяет выявить две закономерности распространения практически важных видов пироплазмид.

1. Ареал пироплазмид может быть значительно уже ареала их позвоночных хозяев. Например, *Babesia divergens* и *Theileria sergenti* обнаружены только в Голарктике, а их основной позвоночный хозяин — *Bos taurus* — имеет всеветное распространение.

2. Ареалы пироплазмид и позвоночных хозяев совпадают. Например, *Babesia bigemina*, *B. bovis* и *Theileria mutans* встречаются во всех зоогеографических областях, где обитают их позвоночные хозяева.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В БЫВШЕМ СССР

Территория бывшего СССР составляет часть Голарктической зоогеографической области и относится к ее Палеарктическому отделу. На территории бывшего СССР встречаются все роды и около половины видов фауны пироплазмид Голарктики. Количественные соотношения видов из родов *Babesia*, *Nicolli* и *Theileria* в бывшем СССР сохраняют характерные для области особенности. Наибольшее число видов известно из рода *Babesia* (18), несколько меньше из родов *Theileria* (16) и *Nicolli* (13) (табл. 5).

Для территории бывшего СССР, имеющей значительную протяженность с севера на юг и с запада на восток, характерно большое разнообразие условий, которые в свою очередь влияют на распределение фауны пироплазмид. Для пироплазмид так же, как и для всей фауны бывшего СССР, свойственно общее увеличение числа видов в целом и числа видов в отдельных группах в направлении с севера на юг. Другая особенность их распространения связана с физико-географическими зонами.

Theileria annulata — встречается в зонах лесостепи, степи, полупустынь, пустынь. Паразитирует главным образом у крупного рогатого скота (*Bos taurus*).

T. equi распространена в тех же зонах, что и *Babesia caballi*. Паразитирует у лошади, осла и их помесей.⁵

Таблица 5
Фауна пироплазмид на территории бывшего СССР

Table 5. Fauna of Piroplasmida in the territory of exUSSR

Вид	Количество описанных видов пироплазмид различных видов
<i>Babesia</i>	18 (4)
<i>Nicolli</i>	13 (10)
<i>Theileria</i>	16
Всего	47 (14)

⁵ В жизненном цикле *Nicolli* (= *Nuttallia*) *equi* обнаружены меронты, развивающиеся в лимфатических узлах (Трофимов, 1952; Schein e. a., 1981; Moltmann e. a., 1983), на этом основании *N. equi* необходимо перевести в род *Theileria*.

T. hirci обнаружена в зонах лесостепи, степи и полупустынь. Паразитирует у домашней козы и домашней овцы (*Capra hircus*, *Ovis aries*).

T. mutans обнаружена в тех же зонах, что и *T. annulata*. Паразитирует главным образом у крупного рогатого скота.

T. ovis встречается в зонах лесостепи, степи, полупустынь и пустынь. Паразитирует у домашней овцы и домашней козы.

T. sergenti встречается в зоне муссонных смешанных лесов и в горах Дальнего Востока с высотной поясностью. Паразитирует у крупного рогатого скота.

T. tarandirangiferis встречается в зонах тундры и лесотундры. Паразитирует у северного оленя (*Rangifer tarandus*).

Babesia bigemina встречается в зонах лесостепи, степи, полупустынь, пустынь. Особенно широко распространена в республиках Средней Азии, на юге Казахстана и в Закавказье. Паразитирует главным образом у крупного рогатого скота.

B. bovis распространение то же, что и у *B. bigemina*. Паразитирует у крупного рогатого скота.

B. caballi встречается в зонах тайги, смешанных лесов, муссонных смешанных лесов, широколиственных лесов, лесостепи, степи, полупустынь, пустынь и в горах с высотой поясности. Паразитирует у лошади (*Equus caballus*), осла (*Equus asinus*) и их помесей.

B. canis обнаружена в зонах тайги, смешанных лесов, муссонных смешанных лесов, широколиственных лесов и степи. Паразитирует у домашней собаки (*Canis familiaris*), у волка (*Canis lupus*) и у нескольких видов шакалов и лис.

B. divergens обнаружена в зонах тайги, смешанных лесов, широколиственных лесов, лесостепи. Наиболее часто этот вид встречается в северо-западной и центральной частях бывшего СССР. Есть сообщения о находках в Закавказье. Паразитирует главным образом у крупного рогатого скота.

B. motasi встречается в зонах степи, полупустынь, пустынь. Паразитирует главным образом у домашней козы и домашней овцы.

B. ovis распространение то же, что и у *B. motasi*. Паразитирует у домашней овцы и домашней козы.

B. traubmanni встречается в зонах широколиственных лесов, лесостепи, степи. Наиболее широко этот вид распространен на Украине и Северном Кавказе. Вызывает заболевание у домашней свиньи (*Sus scrofa domestica*).

Список литературы

- Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 6. С. 481—491.
- Крылов М. В. Пироплазмиды. (Фауна, систематика, эволюция). Л.: Наука, 1981. 230 с.
- Крылов М. В. Происхождение гетероксенности у Sporozoa // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 361—368.
- Трофимов И. Т. Патологическая анатомия и патогенез нутталлиоза лошадей // Уч. зап. Казан. вет. ин-та. 1952. Т. 58. С. 45—96.
- Boulard Y., Vivier E., Landau J. Ultrastructure de *Dactylosoma ranarum* (Kruse, 1890); affinités avec les Coccidies, révision du statut taxonomique des Dactylosomides // Protozoologica. 1982. T. 18, fasc. 1. P. 103—122.
- (Darlington F.) Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., 1966. 519 с.
- Fielding J. W. Australian ticks. Commonwealth of Australia // Service pub. (Trop. division). 1926. Vol. 9. P. 114.
- Gregory T. S. Division of animal health // Amer. Rep. Anim. Res. Organ, Australia (1963—1964). 1964. P. 31—68.
- Moltmann U. G., Mehlhorn H., Schein E., Rehbein G., Voigt W. P., Zweygarth E. Fine structure of *Babesia equi* Laveran, 1901 within lymphocytes and erythrocytes of horses; an in vitro and in vivo study // J. Parasit. 1983. Vol. 69. P. 111—120.
- Regendanz P., Kikuth W. Sur un parasite du sang des «Quica» (*Metachirus quica*) Nuttallia brasiliensis n. sp., et influence de la rate sur le infections du sang // Comp. Rend. Soc. Biol. 1928. T. 98. P. 1567—1569.

- Roberts F. H. S. A systematic study of the Australian species of the genus *Haemaphysalis* Koch (Acarina: Ixodidae) // Austral. J. Zool. 1963. Vol. 2, N 1. P. 35—80.
- Roberts F. H. S. The taxonomic status of the genera *Rhipicephalus* Koch and *Boophilus* Curtice (Acarina: Ixodidae) occurring in Australia // Austral. J. Zool. 1965. Vol. 13, N 3. P. 351—381.
- Schein E., Rehbein G., Voigt W. P., Zweggarth E. *Babesia equi* (Laveran, 1901). 1. Development in horses and in lymphocyte culture // Tropenmed. Parasit. 1981. Vol. 32. P. 223—227.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.06.1994

HOSTAL AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF PIROPLASMIDA

M. V. Krylov

Key words: Piroplasmida, distribution.

SUMMARY

The most rich fauna of the Piroplasmida among the Craniata is observed in Mammalia — 142 species. Within the class Mammalia the greatest number of species is recorded in Artiodactyla (42 species), Rodentia (37) and Carnivora (35).

The most rich fauna of Piroplasmida among invertebrates is observed in ticks of the genera *Rhipicephalus* (21), *Hyalomma* (13), *Haemaphysalis* (13) and *Dermacentor* (13), the lesser number of species is recorded in tick genera *Amblyomma* (6) and *Ixodes* (5).

The analysis of the geographical distribution of Piroplasmida shows the most rich fauna in the Holarctic (111 species) and in the Ethiopian (58) regions, the lesser number of species is discovered in the Indo-Malayean (21), in the Neotropical (9) and in the Australian (8) regions. The descriptions of the Piroplasmida from the Antarctic are absent. The data of the distribution of Piroplasmida in the territory of the former USSR are given.